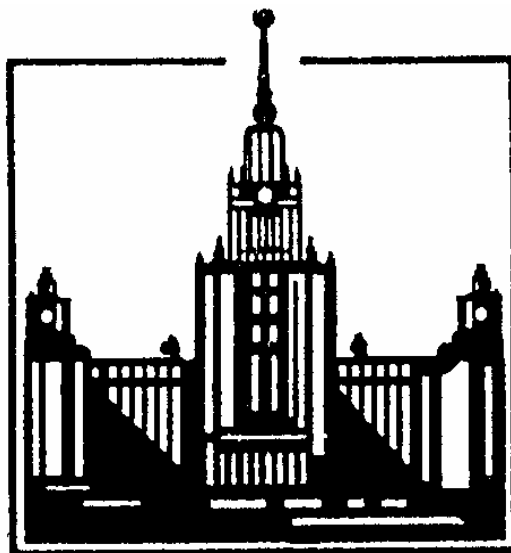


**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
им. М.В.Ломоносова  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**



**ПРОГРАММЫ  
ЛЕКЦИОННЫХ И ПРАКТИЧЕСКИХ КУРСОВ**

**специальность 03.00.08 – зоология  
специализация – ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ**



**ЧАСТЬ I**

**Москва 2008**

## ОГЛАВЛЕНИЕ

---

### ЧАСТЬ I

|  |    |
|--|----|
| Предисловие  | 3  |
| <b>Общие лекционные и практические курсы</b>   |    |
| Зоология позвоночных (1-ое отд.)   | 5  |
| Зоология позвоночных (2-ое отд.)   | 7  |
| Морфологическая организация позвоночных животных и ее<br>эволюционные преобразования | 8  |
| <b>Спецкурсы</b>   |    |
| Введение в специальность   | 9  |
| Систематика амфибий и рептилий   | 10 |
| Биология амфибий и рептилий  | 11 |
| Систематика птиц   | 13 |
| Биология птиц  | 15 |
| Систематика млекопитающих  | 17 |
| Биология млекопитающих   | 19 |
| Сравнительная анатомия позвоночных животных  | 21 |
| Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных                                   | 25 |
| Большой практикум по зоологии позвоночных. Анатомическая часть                       | 30 |
| Палеозоология  | 36 |
| Зоогеография   | 39 |

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Обучение студентов на кафедре зоологии позвоночных ориентировано на подготовку высококлассных специалистов, не только владеющих на современном уровне теоретическими знаниями и практическими навыками по предмету, но и способных погружаться в широкий круг смежных биологических дисциплин.

Предлагаемые студентам спецкурсы и практикумы естественным образом группируются в несколько блоков, последовательно раскрывающих различные аспекты зоологии позвоночных.

Прежде всего, это теоретические курсы и практикумы, знакомящие с биологическим разнообразием позвоночных животных (большой цикл по биологии и систематике амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих). Сравнительная анатомия позвоночных животных и отдельный спецкурс сравнительной анатомии нервной системы позвоночных в совокупности с анатомическим большим практикумом дают современные глубокие представления о строении и эволюции всех систем органов хордовых.

История эволюции позвоночных и закономерности их современного распространения освещаются в лекциях по палеозоологии и зоогеографии.

Разнообразные аспекты экологии раскрываются в лекциях по взаимоотношению организма и среды, экологии животных, энергетике особи и демографии популяций, сопровождающиеся практикумом по экологической физиологии животных. Специфичная сложность поведения позвоночных нашла свое отражение в лекциях по поведению животных, по их коммуникации и по биоакустике. Методический характер носят занятия по микротехнике, по компьютерной морфометрии, по молекулярно-генетическим методам в систематике и экологии, по анализу данных и компьютерным методам в биологических исследованиях и лекции по методикам полевых исследований. Наконец, некоторые прикладные аспекты зоологии позвоночных раскрываются в избранных главах медицинской зоологии и в лекциях по охране животного мира.

Последние годы на кафедре появилось так называемое введение в специальность и спецкурсы по актуальным проблемам зоологии. Это наиболее мобильные по содержанию программы, призванные раскрывать перед студентами широкую палитру современных авангардных направлений в зоологии и в смежных областях науки.

Кроме того, в настоящий сборник вошли программы лекций, читаемых для студентов других кафедр биологического факультета и на других факультетах МГУ.

В заключение следует отметить, что, традиционно бережно сохраняя ядро фундаментальных знаний, программа обучения на кафедре зоологии позвоночных чутко реагирует на возникающие перспективные направления науки и отражает их как в обновляемых, так и в новых основных и факультативных спецкурсах.

Ответственный редактор сборника программ по зоологии позвоночных:  
заведующий кафедрой зоологии позвоночных  
доктор биологических наук, профессор Л.П.Корзун

Редакционная коллегия: д.б.н. Ф.Я.Дзержинский, д.б.н. Б.Д.Васильев, д.б.н.  
И.Р.Бёме, к.б.н. С.В.Огурцов

Общая редакционная коллегия: О.Р.Кольс, Т.В.Веселова, К.Н.Тимофеев

## ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

(Для студентов 1-го курса физиолого-биохимического отделения биологического факультета и факультета бионженерии и биоинформатики)

### Лекционная часть

Место зоологии позвоночных среди современных биологических наук.

Система **типа хордовых**.

Ланцетник - современный представитель **подтипа головохордовых** - простейшая «модель» хордовых. Ключевые черты организации хордовых, отражающие принципиальные этапы истории эволюционного становления типа. Комплекс специфических черт хордовых, определивший их эволюционный успех. Формирование зародышевых листков у хордовых; образование связанных с ними основных систем органов.

Система **подтипа оболочников**; асцидии, сальпы, аппендикулярии. Основные черты биологии и морфофизиологических особенностей оболочников на примере асцидий. Упрощенная организация асцидий как результат сидячего образа жизни. Особенности размножения асцидий; половое и бесполое размножение. Особенности развития и строение личинок асцидий. Обоснование присутствия оболочников в типе хордовых.

Образ жизни и морфо-функциональные особенности сальп и аппендикулярий. Метагенез.

Гипотезы о происхождении хордовых.

Морфобиологическая характеристика **подтипа позвоночных**.

Нервный гребень и его роль в формировании организации позвоночных. Панцирные бесчелюстные – первые представители подтипа. Эволюционная инновация - формирование костной ткани.

**Миноги и миксины** – современные круглоротые - представители **раздела бесчелюстных**. Морфобиологическое своеобразие **класса круглоротых**, связанное со спецификой их образа жизни.

Морфобиологическая характеристика **раздела челюстноротых**.

**Класс хрящевых рыб**. Морфофункциональные и физиологические адаптации к особенностям водной среды. Передвижение в плотной среде, захват пищевых объектов, дыхание, кровообращение, водно-солевой обмен, функционирование органов чувств. Особенности размножения.

**Класс костные рыбы**. Система класса: лучеперые и лопастнеперые рыбы. Пути окостенения скелета. Морфофункциональные и физиологические адаптации **костистых рыб** к особенностям водной среды. Передвижение в плотной среде, захват пищевых объектов, дыхательная система, кровообращение, водно-солевой обмен. Особенности размножения.

Морфобиологические особенности кистеперых и двоякодышащих рыб. Адаптации, создавшие предпосылки к освоению суши. Исторические

причины и стимулы к освоению позвоночными суши. Происхождение наземных позвоночных.

**Амфибии** как первый класс наземных позвоночных. Преобразования опорно-двигательной системы, дыхательной системы, захвата пищевых объектов, кровообращения, водно-солевого обмена, органов чувств, обусловленные воздушной средой и силами гравитации.

Морфофизиологические ограничения к распространению амфибий в наземной среде. Размножение амфибий. Метаморфоз, неотения.

**Анамнии и амниоты.** Ароморфозы, обусловившие становление амниот. Амниотическое яйцо, внутреннее оплодотворение, утрата личиночной стадии, формирование грудной клетки и смена механизма дыхания, ороговение кожи, тазовая почка.

Морфобиологические особенности **класса рептилий**. Пути эволюции осевого черепа. Особенности посткраниального скелета. Кровеносная система.

Морфобиологическая характеристика **класса птиц**. Гомойотермия – механизмы терморегуляции, специфика дыхательной системы, особенности кровеносной системы. Специфика организации птиц в связи с адаптацией к полету. Особенности размножения. Происхождение птиц.

Морфобиологическая характеристика **класса млекопитающих**. Морфофизиологические преобразования, обеспечившие высокий уровень метаболизма и становление гомойотермии. Механизмы терморегуляции, особенности дыхательной, кровеносной, пищеварительной и выделительной систем. Специфические эволюционные преобразования в черепе и посткраниальном скелете, связанные со становлением млекопитающих. Особенности размножения млекопитающих.

Центральная нервная система позвоночных, основные этапы ее эволюции в ряду позвоночных.

### **Практические занятия**

Подтип Бесчерепные. Строение ланцетника.

Класс Круглоротые. Анатомия миноги.

Класс Хрящевые рыбы. Скелет акулы. Анатомия внутренних органов акулы. Строение центральной нервной системы акулы.

Класс Костные рыбы. Скелет костистой рыбы. Анатомия внутренних органов костистой рыбы.

Класс Амфибии. Скелет лягушки. Анатомия внутренних органов лягушки.

Класс Рептилии. Скелет ящерицы; черепа крокодила и черепахи. Анатомия внутренних органов ящерицы.

Класс Птицы. Скелет птицы. Анатомия внутренних органов птицы.

Класс Млекопитающие. Скелет млекопитающих. Анатомия внутренних органов млекопитающих.

## Литература

- Левушкин С.И., Шилов И.А., 1994 Общая зоология. М., «Высшая школа».
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н., 1978. Зоология позвоночных. М., «Высшая школа».
- Курс зоологии. Т.11. Зоология позвоночных. Изд. 7. Под ред. Б.С.Матвеева. М., «Высшая школа», 1966.
- Гуртовой Н.Н., 2004. Систематика и анатомия хордовых животных. М. ИКЦ «Академкнига».
- Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А., 2005. Практикум по зоологии позвоночных. Изд. 3. В серии классический университетский учебник. М. «Аспект Пресс».

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Леонид Петрович Корзун**

## ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

(Для студентов 2-го курса зоолого-ботанического отделения  
биологического факультета)

### **Лекционная часть**

1. Истоки зоологических знаний. Зоология позвоночных как часть общей зоологии, но со своей специфической проблематикой и задачами. Современная зоология.
2. Кембрийский "взрыв формообразования", его возможные причины и следствия.
3. Происхождение хордовых животных. Анатомические особенности представителей типа, их эволюционные отношения с различными типами беспозвоночных животных.
4. Подтип Оболочников. Анатомическая и физиологическая характеристика представителей подтипа, их эволюционные связи с другими хордовыми и представителями некоторых типов беспозвоночных животных.
5. Подтип Головохордовых. Анатомия, физиология и поведение ланцетника. Черты высокой специализации головохордовых, систематическое положение этой группы.
6. Происхождение подтипа Позвоночных животных. Панцирные бесчелюстные-древнейшие представители подтипа.
7. Современные бесчелюстные - круглоротые, особенности их строения и биологии.
8. Плакодермы или акантодии? Эволюционные истоки современных челюстноротых.

9. Происхождение и эволюция хрящевых рыб. Систематика и морфо-физиологическая характеристика современных представителей класса.

10. Происхождение и эволюция костных рыб. Особенности анатомии и физиологии костных рыб, адаптивный потенциал группы.

11. Особенности строения и биологии лопастеперых рыб. Выход позвоночных животных на сушу.

12. Происхождение амфибий. Особенности строения и физиологии современных амфибий, факторы, ограничивающие их экологическую валентность.

13. Первично-наземные позвоночные - амниоты. Их морфологическая и физиологическая специфика, особенности онтогенетического цикла.

14. Происхождение и эволюция рептилий.

15. Особенности организации рептилий как первично-наземных животных. Анатомическая и физиологическая характеристика представителей современных отрядов рептилий.

16. Происхождение и эволюция птиц.

17. Морфо-физиологические основы полета, адаптивный диапазон птиц.

18. Специфика высшей нервной деятельности, физиологии органов чувств и поведения птиц.

19. Происхождение и эволюция млекопитающих, их морфологическая и физиологическая характеристика.

20. Развитие, становление и биологическая роль интеллекта. Человек и природа.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Борис Дмитриевич Васильев**

## **МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЕЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ**

(Элективный курс для студентов факультета фундаментальной медицины)

Место сравнительной анатомии в системе зоологических наук. Основные понятия: гомология, аналогия, параллелизмы.

Характеристика типа хордовых. Ланцетник как «живая модель» хордовых. Ключевые черты организации хордовых, отражающие принципиальные этапы истории эволюционного становления типа. Комплекс специфических черт хордовых, определивший их эволюционный успех. Система типа. Зародышевые листки и их основные производные. Характеристика позвоночных животных. Нервный гребень, плакоды и их производные у позвоночных.



Характеристика рыб. Принципы организации основных систем органов в связи с водным образом жизни (покровы, скелет, кровеносная система, дыхательная система, мочеполовая система).

Выход позвоночных на сушу. Преобразование основных систем органов в связи с адаптацией к обитанию на границе двух сред (покровы, скелет, кровеносная система, дыхательная система, мочеполовая система).

Характеристика амфибий.

Характеристика амниот. Преобразование основных систем органов и особенности размножения в связи с адаптацией к наземному образу жизни. Характеристика рептилий.

Характеристика птиц. Принципы организации основных систем органов в связи с теплокровностью и адаптацией к полету (покровы, скелет, кровеносная система, дыхательная система, мочеполовая система).

Характеристика млекопитающих. Принципы организации основных систем органов (покровы, скелет, кровеносная система, дыхательная система, мочеполовая система). Особенности размножения.

Эволюция нервной системы позвоночных животных.

## Литература

Левушкин С.И., Шилов И.А., 1994. Общая зоология. М., «Высшая школа».  
Наумов Н.П., Карташев Н.Н., 1978. Зоология позвоночных. М., «Высшая школа».

Курс зоологии. Т.11. Зоология позвоночных. Изд. 7. Под ред. Б.С.Матвеева. М., «Высшая школа», 1966.

Дзержинский Ф.Я., 2005 Сравнительная анатомия позвоночных животных. В серии классический университетский учебник. М. «Аспект Пресс».

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Леонид Петрович Корзун**

## ВВЕДЕНИЕ В СПЕЦИАЛЬНОСТЬ

Задача спецкурса раскрыть перед студентами 2-го курса, распределившимися на кафедру, панораму основных направлений исследований и проблем, составляющих содержание современной зоологии. Спецкурс предоставляет студентам возможность прямого общения с зоологами, которые, как правило, закончили кафедру зоологии позвоночных биологического факультета МГУ и в настоящее время, работая за пределами кафедры, являются создателями и лидерами различных научных направлений и школ. Лекция заканчивается дискуссией. После прослушивания цикла лекций каждый студент выбирает тему для написания реферата. При написании последнего студент пользуется консультациями и помощью лектора по соответствующему

научному направлению. Оценка выставляется по результату защиты реферата.

Лекции распределяются между следующими основными научными направлениями следующим образом:

**Функциональная и эволюционная морфология** – 2-3 лекции по 3 академических часа;

**Экология** (популяционная экология, физиологическая экология, историческая экология и т.п.) - 3-4 лекции по 3 академических часа;

**Фундаментальная зоология и сохранение биологического разнообразия** - 1-2 лекции по 3 академических часа;

**Поведение животных** - 1 – 2 лекции по 3 академ. часа;

**Молекулярные методы в зоологии** - 1 лекция 3 академ. часа;

**Место и роль музеев в современной зоологии** – 1 лекция 3 академ. часа

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Леонид Петрович Корзун**

## **СИСТЕМАТИКА АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ**

1. История развития герпетологической систематики. Эволюция представлений о сходстве и различиях классов амфибий и рептилий, степень изученности представителей этих классов.

2. История отечественной герпетологии, краткие сведения о современной герпетологической проблематике.

3. Современная система амфибий и рептилий мировой фауны, краткая характеристика отрядов и семейств.

4. Развитие навыков видовой диагностики при работе с коллекционным герпетологическим материалом. Знакомство с фоновыми видами амфибий и рептилий фауны России.

5. Составление учебных региональных определителей амфибий и рептилий.

### **Литература**

Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. "Мысль", М., 1971.

Терентьев П.В., Чернов С.А. Краткий Определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Л., 1940.

Frost D.R. (ed.). Amphibian species of the World. Assoc. System. Collect/Alien Press, 1985.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Борис Дмитриевич Васильев**

# БИОЛОГИЯ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

## 1. Биология амфибий

1. Происхождение и эволюция амфибий.

2. Морфо-физиологическая характеристика представителей современных отрядов.

Покровные ткани амфибий, особенности их строения у представителей разных групп. Линька и факторы ее определяющие. Многоклеточные кожные железы амфибий, их структурное и функциональное разнообразие. Возрастные и приспособительные преобразования в покровных тканях амфибий.

Пигментная система амфибий, ее организация и поведение, регуляционные механизмы.

Мышечная система амфибий, ее анатомическая дифференциация и преобразования в ходе метаморфоза.

Характеристика скелета амфибий как наземных животных, структурная и функциональная специфика основных скелетных комплексов.

Дыхательная система амфибий: личиночные механизмы дыхания, строение легких у взрослых форм и их кожно-легочный газообмен.

Особенности организации и функционирования кровеносной системы амфибий, органы кроветворения и формула крови у представителей разных возрастных и систематических групп земноводных.

Пищеварительная система амфибий, структурная и функциональная характеристика ее основных отделов.

Интенсивность метаболизма и его зависимость от внешних факторов.

Выделительная система и регуляция водно-солевого обмена у амфибий.

Органы чувств и высшая нервная деятельность амфибий: особенности зрительного и слухового восприятия у амфибий, их обоняние, вкусовая и тактильная чувствительность. Прекопуляционное поведение амфибий и механизмы, блокирующие межвидовую гибридизацию. Размножение и особенности онтогенеза амфибий, эволютивный и катастрофический метаморфоз, "неполная" и полная неотения.

3. Экология амфибий.

Лимитирующие физические факторы: температура, относительная влажность, давление, соленость и кислотность среды обитания.

Популяционная структура, динамика численности и хоминг у амфибий. Переживание неблагоприятных условий, зимняя спячка и эстивация, забота о потомстве у амфибий. Трофические отношения амфибий: пищевой спектр, враги, конкуренты, защитные приспособления у амфибий. Болезни амфибий, продолжительность жизни у отдельных представителей класса. Географическое распространение представителей основных семейств амфибий, практическое значение земноводных.

## **II. Биология рептилий.**

1. Происхождение и эволюция рептилий.

2. Морфо-физиологическая характеристика рептилий.

Специфика кожных покровов рептилий; линька, ее периодичность и особенности у представителей разных отрядов. Остеодермы и другие защитные образования кожи. Пигментная система рептилий и ее функциональные параметры. Кожные железы рептилий. Дифференцировка мускулатуры, формирование мышечных групп для выполнения специфических функций у специализированных представителей класса. Скелет рептилий, его преобразования у представителей разных отрядов.

Дыхательная система рептилий, ее структурные и функциональные особенности у представителей разных систематических групп.

Характеристика сердечно-сосудистой системы и форменных элементов крови рептилий.

Пищеварительная система и показатели обмена веществ у рептилий. Депозитные ткани и особенности их распределения и утилизации в организме рептилий. Ядовитые железы, их строение и особенности применения у ящериц и змей из разных систематических групп.

Выделительная система и регуляция водно-солевого обмена у рептилий. Экстраренальные пути удаления солей из организма пресмыкающихся. Половая система и детерминация пола в ходе индивидуального развития рептилий. Брачное поведение, копуляция, оплодотворение и пренатальное развитие потомства у рептилий.

Органы чувств рептилий: зрение, обоняние, слух, вкусовая и тактильная чувствительность, терморцепция, теменной орган и орган Якобсона. Специфические черты в строении и деятельности центральной нервной системы рептилий.

3. Экология рептилий.

Ограничивающее влияние внешних факторов: температуры, влажности, барометрического давления и агрессивных сред на существование рептилий. Экзотермия и поведенческая терморегуляция у рептилий, циркадная и сезонная активность типичных представителей.

Пространственная структура популяций, механизмы ее поддержания и динамика численности у рептилий. Экологические типы рептилий: особенности локомоции представителей разных отрядов, приспособления к жизни на деревьях, к роющей деятельности и обитанию в водной среде.

Питание рептилий, их враги, конкуренты, болезни, продолжительность жизни. Защитные приспособления у рептилий. Географическое распространение представителей разных семейств и практическое значение пресмыкающихся.

## Литература

### Основная:

- Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии амфибий. М., 1956.  
Карр А. Рептилии. "Мир", 1975.  
Сергеев Б.Ф. Удивительное об амфибиях. "Знание", 1971.  
Шибанов Н.В. Земноводные и пресмыкающиеся. "Жизнь животных". т.3. 1939.

### Дополнительная:

- Кэррол Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. "Мир", т. 1-3, 1993.  
Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. "Мир", т. 1-3, 1992.  
Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М., 1964.  
Goin C.J., Goin O.V. Introduction to herpetology. 2nd edition, Freeman, San Francisco, 1971.  
Moore J.A. (ed.) Physiology of Amphibia. Acad.Press, N-Y, 1964.  
Noble K.G. The Biology of the Amphibia. McGraw-Hill, N-Y, 1931.  
Porter K.S. Herpetology. Saunders, Philadelphia, 1972.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Борис Дмитриевич Васильев**

## СИСТЕМАТИКА ПТИЦ

Систематика – наука о принципах классификации разнообразия организмов. Одна из основополагающих биологических дисциплин. Теоретическое и практическое значение систематики. Использование сравнительного метода – основного научного приема для определения степени сходства и различий представителей животного мира.

### Теоретическая часть

1. Положение и значение систематики в цикле биологических наук. Общий уровень систематической изученности класса птиц.

2. Современные представления о виде в орнитологии. «Широкая» и «узкая» концепции вида. Моно- и политипические виды. Виды-двойники. Подвидовая и клинальная изменчивость. Возрастная, половая, сезонная и индивидуальная изменчивость.

3. История формирования систематики птиц как науки. Система животного мира Аристотеля. Выделение 8 естественных групп птиц по особенностям морфологических признаков и среды обитания. Развитие орнитологии в эпоху средневековья. Классификация хищных птиц Фридриха II Гогенштауфена. Труды Геснера и П.Белона. Основоположник современной систематики К. Линней. Создание латинской зоологической

номенклатуры. Деление класса птиц на отряды (6 отрядов), отряды на роды, роды на виды. Развитие описательной систематики Бриссоном, Кювье и Паласом. Развитие систематике птиц в XIX веке. Изменение концепции вида в зоологии благодаря работам Кювье по выделению географических рас внутри вида. Система птиц на основании внешних морфологических признаков К. Иллигера. Привлечение анатомических признаков при составлении классификации птиц (Бленвиль, Нитцш). Систематика и эволюционное учение Ч. Дарвина. Попытка создать генеологическую систему птиц и отразить филогенетические связи между группами (Гексли, Фюрбрингер, Гадов). Работа по созданию естественной классификации птиц в XX веке (Штреземанн, Уэтмор, Майр и Амадон, Ферхайн).

4. Роль российских ученых в развитии систематики птиц (Г.П. Дементьев, П.П. Портенко, К.А. Юдин).

5. Использование в систематике классических и новейших методов. Нетрадиционные методы в систематике. Применение кариологического, иммуногенетического, электрофоретического, молекулярно-генетического методов исследования, их возможности и ограничения. Роль гибридизации для выяснения репродуктивной изоляции и установления видовой специфики. Система Сибли и Монро. Ее сравнение с классической системой класса птиц Уэтмора.

6. Происхождение класса птиц. Клодистическая и филогенетическая гипотезы происхождения птиц. Современные палеонтологические данные и изменения во взгляде на происхождение ящерохвостых и веерохвостых птиц

7. Деление класса птиц на подклассы и надотряды. Отличия системы Уэтмора, Штреземана, Сибли и Монро.

8. Краткая характеристика отрядов птиц (морфология, экология, распространение). Деление на подотряды и семейства. Их происхождение и пути эволюции. Характеристика основных семейств. Знакомство с представителями всех отрядов птиц мировой орнитофауны (цветные изображения, коллекционный материал).

9. Характеристика фауны России в сравнении с мировой фауной. Редкие, исчезающие и охраняемые виды.

### **Практическая часть**

1. Развитие у студентов навыков определения птиц, работа с коллекциями. Экскурсии в Зоологический музей МГУ и в Московский зоопарк, знакомство с экспозицией и фондами отделов птиц.

2. Определение по коллекционным учебным всем видам птиц фауны России и республик бывшего СССР.

## Литература

### Основная:

- Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. М., Высшая школа. 368 с.  
Дементьев Г.П. 1940. Руководство по зоологии. Т. 6. «Птицы». М.-Л., Изд-во АН СССР  
Определители птиц СССР и России (по выбору преподавателей)

### Дополнительная:

- Ильичев В.Д. (ред.) 1991. Фауна мира. Птицы. М., Агропромиздат. 311 с.  
Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц. Т. 1-4. М., изд-во Моск. Университета.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Ирина Рюриковна Бёме**

## БИОЛОГИЯ ПТИЦ

1. Характеристика класса Птиц. Происхождение класса в свете современных гипотез. Морфологические и физиологические особенности организации птиц. Приспособления птиц к полету.

2. Условия обитания птиц. Влияние климата, фотопериода, температуры. Взаимосвязь птиц и растительности. Природная зональность. Хищники. Влияние антропогенного фактора.

3. Питание птиц. Птицы монофаги, эврифаги, полифаги и стенофаги. Деление хищных птиц на миофагов, энтомофагов, ихтифагов, орнитофагов и др. Морфологические изменения птиц, связанные с различием питания и кормодобывания. Строение клюва и конечностей. Сезонные изменения питания. Связь хищника и жертвы.

4. Размножение птиц. Территориальность. Брачные игры. Типы брачных отношений: моно- и полигамия. Полигиния, полиандрия и промискуитет. Забота о потомстве. Устройство гнезд. Местоположение, структура, строительный материал. Современная классификация гнезд и эволюция гнездостроительного поведения. Инкубация. Гнездовой паразитизм. Расы кукушки. Выводковые и птенцовые птицы. Этапность развития птенцов. Послегнездовая смертность.

5. Поведение птиц. Строение конечного мозга птиц. Элементарная рассудочная деятельность. Научение. Импринтинг. Акустическое поведение птиц. Песня и позывы. Формирование песни и системы позывов. Классификация основных категорий позывов птиц. Биологические функции песни.

6. Миграции птиц. Перелеты и кочевки. Ориентация и навигация. Современные теории происхождения перелетов птиц. Физиологические

изменения. Пути миграций и их происхождение. Изучение миграций. Миграции в тропиках.

7. Энергетика птиц. Показатели энергетики особи. Взаимосвязь показателей энергетики в зависимости от температуры среды. Зависимость расхода энергии в покое от температуры среды. Стандартный метаболизм и теплопроводность. Теплоотдача путем испарения. Границы термонеutralной зоны. Базальный метаболизм, температура тела и расход энергии на терморегуляцию. Метаболизм существования. Расход энергии на потребление пищи. Расход энергии на активность. Взаимосвязь основных компонентов метаболизма существования. Устойчивость к низким температурам. Взаимосвязь основных показателей энергетического метаболизма (энергетическая модель вида).

8. Сезонные и суточные вариации показателей энергетики. Энергетика поведения, уменьшающего теплоотдачу. Роль энергетики в стратегии поведения птиц. Аллометрия энергетических показателей (метаболизм и размеры). Эволюционные, экологические и энергетические следствия взаимосвязей и взаимодействий параметров энергетики. Гипотеза о возможных причинах повышения базального метаболизма в эволюции воробьиных птиц.

9. Линька. Строение пера. Птерилии и аптерии. Окраска оперения. Развитие пера. Происхождение линьки. Типы линек. Географические различия в сроках линьки. Метаболизм линяющих птиц. Место линьки в годовом цикле сезонных явлений.

10. Роль птиц в экосистемах

11. Бопытки биологической систематики птиц (Шульпин, 1940; Н.Н. Карташов, 1980).

12. Практическое значение птиц. Птицы и охотничье хозяйство. Птицы и сельское хозяйство. Птицы и лесное хозяйство. Птицы и авиация. Птицы в антропогенных ландшафтах. Птицы и медицина.

13. Охрана птиц.

## Литература

### Основная:

- В.Д. Ильичев, Н.Н. Карташев, И.А. Шилов. 1982. – Общая орнитология. М.: «Высшая школа». 464 с.  
А.В. Михеев. 1996. Биология птиц. – М.: «Цитадель». 256 с.

### Дополнительная:

- Г.П. Дементьев. 1940. Руководство по зоологии. Т. VI. Птицы. – М. – Л.: Изд-во АН СССР.  
А.М. Чельцов-Бebutov. 1982. Экология птиц. – М.: Изд-воГУ. 128 с.  
Л.М. Шульпин 1940. Орнитология. – Л.: Изд-во ЛГУ. 555 с.  
F.V. Gill. 1990. Ornithology. – N.Y.: W.H. Freeman and Company. 661 p.



**Составители** – доктор биологических наук, профессор **Ирина Рюриковна Бёме**, ведущий научный сотрудник, доктор биологических наук **Валерий Михайлович Гаврилов**

## СИСТЕМАТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Введение.** Систематика – наука о принципах классификации разнообразия организмов. Одна из основополагающих биологических дисциплин. Дать ее теоретическое и практическое значение. Сравнительный анализ – основной методический прием, определяющий степень сходства и различий представителей живой природы. Отношения сходства – различия могут быть выявлены по любым признакам (от молекулярно-генетических до зоогеографических). В систематике млекопитающих ведущая роль принадлежит сравнительно-морфологическому анализу экстерьерных и краниальных признаков, на изучение которых в основном строится практическая работа териологов.

1. История становления и развития систематики млекопитающих. Система животного мира Аристотеля. Принцип подобия (сходства) – отражение родства представителей разных форм животных. К. Линней – основатель научной систематики. Он предложил систему соподчиненных таксонов, начал присваивать видам бинарные латинские названия и впервые ввел научные понятия «Млекопитающие» и «Приматы». Последующие этапы развития системы класса млекопитающих. Вклад палеонтологов (Ж. Кювье, Э.Ф. Копп, Г.Ф. Осборн, Ю.А. Орлов, Дж. Симпсон, Л.П. Татринов) в становление современной системы этого класса. Знакомство с основными принципами зоологической номенклатуры.

2. Связь систематики с эволюционным учением. Концепция эволюции Ж. Ламарка и Ч. Дарвина, теория катастроф Ж. Кювье. Становление типологической и номиналистской концепций вида. Открытия Г. Менделя, С.С. Четверикова, Н.И. Вавилова дали основу для связи генетики, зоологии и эволюционного учения. Кризис типологической концепции вида, замена ее концепцией широкого типологического вида. Становление популяционного подхода при решении эволюционных и таксономических задач. Принцип Г.Ф. Гауза: «Одна экологическая ниша – один биологический вид». Значение исследований Н.В. Тимофеева-Ресовского разделившего проблемы эволюции на макро- и микроуровни. И.И. Шмальгаузен ввел понятие стабилизирующего отбора. Эволюция популяций (микроэволюция). Ф.Г. Добржанский дал понятие «изолирующих механизмов». На основе концепций синтетической теории эволюции было сформировано биологическое определение вида. Объективность этого понятия. Исследования Э. Майра, Н.Н. Воронцова, М. Уайта и др.

3. Вклад отечественных ученых в развитие теории и практики систематики млекопитающих. Работы П.С. Палласа, Ф.Ф. Брандта, К.А. Сатунина, Н.А. Бобринского, Б.С. Виноградова, В.Г. Гептнера, С.И. Огнева, В.Е. Соколова, Н.Н. Воронцова и других териологов.

4. Современное состояние и задачи систематики млекопитающих. Выявление видов-двойников, изменчивость таксономически значимых морфологических признаков, построение диагнозов. Недостатки концепции политипического вида. Роль пре- и поскопуляционных изолирующих механизмов, их становление и развитие. Географические, экологические, этологические особенности, их значение для определения видовой специфики. Разработка методов кладистики для построения надвидовых систем.

5. Характерные особенности зверей, их происхождение. Пермские тероморфные рептилии – предки млекопитающих. Эволюционное преобразование зубной системы. Альтернативные гипотезы на формирование жевательного зуба (конкресценции Розе – Кюкенталя, трибосфеническая Копа – Осборна). Определения основных категорий зубной системы.

6. Характеристики инфраклассов, отрядов и некоторых основных семейств мировой фауны, их происхождение и пути эволюции. Особый акцент сделан на знакомство с многообразием сумчатых, ксенартр, приматов и грызунов Неотропиков.

7. Млекопитающие отечественной фауны. Характеристики отрядов, семейств и основных практически важных родов фауны России и сопредельных территорий.

Развитие у студентов навыков определения млекопитающих, работа с коллекциями. Экскурсии в Зоологический музей МГУ и в Палеонтологический музей РАН, знакомство с экспозицией и фондами отделов млекопитающих. Изучение изменчивости фоновых видов, представленных в учебных и научных коллекциях.

8. Знакомство с нетрадиционными методами в систематике. Применение кариологического, иммуногенетического, электрофоретического, молекулярно-генетического методов исследования, их возможности и ограничения. Роль гибридизации для выяснения репродуктивной изоляции и установления видовой специфики. Методы фенетики (популяционной морфологии) для маркировки популяций, парцел и семейных группировок. Роль дополнительных признаков – строение гамет, гонад, бакулума, костей среднего уха; изучение поверхности и внутренней структуры волос для диагностики.

Заключение. Проблемы систематики – диагностика видов, выяснение их происхождения и родственных связей, построение объективной надвидовой (филогенетической) и внутривидовой систем, всегда актуальны и неисчерпаемы. Объективные причины ограниченности любого метода исследования в решении таксономических задач. Только с помощью

комплексного подхода с привлечением разнообразных методов можно дать объективную оценку группе организмов и определить их место в системе, а также выяснить происхождение и родственные связи видов млекопитающих.

## Литература

### Основная:

- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., «Мир», 1971. 454с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М., «Высшая школа». Т. 1 – 1973. 430 с. Т. 2 – 1977. 494 с. Т. 3 – 1979. 528 с.
- Млекопитающие фауны СССР (определитель). Л., «Наука», 1963. Т. 1, 2 Дополненное переиздание: Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. РАН, Спб. 1995. 522 с.

### Дополнительная:

- Жизнь животных. Млекопитающие. (ред. В.Е. Соколов). М., «Просвещение», 1989. Т. 7. 558 с.
- Фауна мира. Соколов В.Е. Млекопитающие (справочник). М., «Агропромиздат», 1990. 254 с.

## БИОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

1. Определение класса млекопитающих. В общей характеристике даны четыре основных аспекта – особенности переработки пищи, повышенный обмен веществ, особенности размножения и выкармливания детенышей, строение центральной нервной системы (цнс), органов чувств и сложное поведение. Особо подчеркивается значение игры как способа индивидуального научения. Диапазон морфо-физиологической изменчивости зверей их адаптивная радиация (наземный, древесный, подземный и водный образ жизни). Рукокрылые освоили активный полет.

2. Локомоция млекопитающих и ее связь с образом жизни. Понятия: аллур, куадро- и бипедия, галоп, рикошет, knuckl-walkers, брахиация и др. Наземные способы и формы бега. Статические и динамические локомоции при лазании. Особенности построения конечностей и хвоста обеспечивающие фиксацию и передвижение в древесном ярусе. Морфо-функциональные приспособления к планированию и к трем формам полета. Приспособления к рытью и подземному образу жизни. Типы рытья. Передвижение в водной среде, особенности строения локомоторного аппарата. Другие приспособления к водному образу жизни.

3. Отношение зверей к абиотическим факторам среды. Адаптации к перенесению неблагоприятных условий. Убежища, схемы нор. Сон, спячка, миграции.

4. Отношение зверей к биотическим факторам среды. Типы питания. Приспособления к добыванию и перевариванию пищи. Примеры стенофагии. Роль симбионтов в усвоении пищи. Четыре основных способа утилизации клетчатки растительными млекопитающими. Сезонная и географическая смена кормов. Запасание корма.

5. Особенности репродуктивного цикла и его контроль со стороны цнс. Типы маток и плацент. Половой диморфизм, брачное поведение. Беременность, понятия незрело- и зрелорождающихся детенышей. Морфобиологические типы новорожденных. Молочное вскармливание. Забота о потомстве. Биология основных экономически важных групп млекопитающих отечественной фауны. (хищники, копытные, ластоногие, китообразные и грызуны).

6. Популяционная структура видов. Типы семей. Одиночный и групповой образ жизни. Понятие территориальности. Оседлый и кочевой образ жизни. Внутрипопуляционные взаимоотношения, основные коммуникационные каналы связи – ольфакторный, визуальный и акустический.

7. Типы динамики численности; факторы и механизмы ее определяющие. Две основные стратегии размножения связанные с k- и r-отбором.

8. Роль млекопитающих в биогеоценозах. Консументы первого и второго порядков. Взаимоотношения: хищник-жертва, с беспозвоночными (в основном с насекомыми), с растительностью. Звери-паразиты и паразиты млекопитающих, приспособления хозяев. Внутри- и межвидовая конкуренция.

9. Значение зверей в жизни человека. Промысловые виды, домашние млекопитающие. Разведение зверей. Ре- и акклиматизация. Вредители сельского и лесного хозяйства. Синантропы. Роль млекопитающих как источника, резервуара и переносчика природно-очаговых заболеваний. Меры контроля численности экономически важных видов.

10. Редкие виды млекопитающих. Проблема сохранения многообразия генофонда зверей. Охрана млекопитающих.

## Литература

### Основная:

- Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. Изд. «Высшая школа», М., 1963. 396 с.
- Огнев С.И. Экология млекопитающих. М., Москов. общ. испыт. при роды, 1951. 253 с.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М., «Мир», 1982. Т. 1. 800 с.

**Дополнительная:**

Гамбарян П.П. Бег млекопитающих. М., «Наука», 1972. 334 с.

Наумова Е.И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М., «Наука», 1981. 262 с.

Шилов И.А. Экология. М., «Высшая школа», 1997. 512 с.

**Составитель** – доцент, кандидат биологических наук **Василий Михайлович Малыгин**

## **СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

При традиционном проведении и общем построении курса он фактически нацелен на освещение современного состояния и проблем эволюционной морфологии. Материал излагается под углом зрения функционального и биологического значения анатомических особенностей, они рассматриваются как продукт эмбриогенеза и адаптивной эволюции, при этом большое внимание уделяется методологическим вопросам эволюционной интерпретации морфологических фактов.

На кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ эти лекции читаются хорошо подготовленной аудитории - по завершении большого практикума. В связи с этим курс обычно выглядит, как Избранные главы сравнительной анатомии позвоночных, в которых основной акцент падает на разделы, недостаточно полно освещенные на большом практикуме (покровы, нервная система, органы чувств) или представляющие особый методологический интерес (скелетно-мускульная система).

### **Введение**

Сравнительный метод как путь теоретической интерпретации анатомических данных. Идея единства плана строения. И.В. Гете, Жоффруа Сент-Илер, немецкие натурфилософы-идеалисты, Ричард Оуэн.

Идея приспособленности, функциональная анатомия. Ф. Вик д'Азир, Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарк. Проблема соотношения формы и функции. Структура морфо-функциональных связей.

Категории морфологического сходства. Аналогия и гомология. Представления Ж. Сент-Илера, Р. Оуэна, Э. Геккеля. Критерии гомологии: К. Гегенбаур, А. Ремане.

Метод тройного параллелизма. Биогенетический закон. Представления А.Н. Северцова, теория филэмбриогенезов.

Эволюционная морфология А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена. Синтез филогенетики с учением об адаптациях. В.О. Ковалевский,

Л. Долло. А.Н. Северцов о методе тройного параллелизма; его морфобиологическая теория хода эволюции. Понятия функции и биологической роли, феномен мультифункциональности.

Типы филогенетических изменений органов и их функций.

### **Покровы**

Эмбриональные компоненты кожи. Разнообразие строения покровов хордовых различных классов.

Кожные железы. Одноклеточные и сложные – у рыб. Кожные железы тетрапод. Моноптихиальные железы амфибий и млекопитающих (апокриновые и эккриновые потовые, млечные). Полиптихиальные железы амниот.

Твердые образования кориума. Материалы этих образований. Развитие плакоидной чешуи. Разнообразие строения чешуи у рыб. Происхождение костных чешуй. Теория Гудрича. Лепидомориальная теория. Твердые образования кориума бесчелюстных. Причины образования кожного скелета.

Твердые образования эпидермиса. Разнообразие у позвоночных различных классов. Рамфотека птиц. Перья. Волосы. Строение волосяного фолликула. Когти, копыта и рога.

### **Скелет**

Осевой скелет. Хорда: строение, функциональные свойства и развитие. Позвоночник. Его эмбриональное развитие. Работы Борхвардта. Теория диплоспондиллии. Ресегментация. Обзор строения позвоночника у представителей различных классов. Характер сочленения позвонков. Атлант и эпистрофей. Ребра. Критерии их классификации. Причленение ребер к позвонкам; работы И.И. Шмальгаузена. Грудина.

Череп. Мозговой череп. Эмбриогенез. Разнообразие строения мозгового черепа у водных позвоночных. Значение его двублочности у кистеперых. Сущность замены монолитов на комплекс окостенений.

Дерматокраниум водных позвоночных. Закон анизомеризации. Череп земноводных. Проблема гомологии костей крыши. Теория Уэстолла. Представления И.И. Шмальгаузена и М.А. Шишкина. Теория Северберга. Работы Н.С. Лебедкиной.

Висцеральный скелет. Эмбриогенез. Разнообразие строения висцерального скелета у водных позвоночных. Подвеска челюстной дуги. Механизмы черепа у рипидистий и латимерии. Морфо-функциональные особенности черепа двоякодышащих рыб. Череп костнохрящевых рыб. Преобразования черепа у лучеперых рыб: становление оперкулярного дыхания, укорочение ротовой щели, развитие максиллярного аппарата. Представления шведских палеонтологов Ярвика и Бьерринга об эволюции черепа рыб. Преобразования висцерального черепа при становлении тетрапод. Преобразования висцерального черепа в дальнейшей эволюции

тетрапод. Особенности черепа амфибий, черепах, ящериц, змей, крокодилов, птиц. Кинетизм черепа у зауропсид, его типы и значение. Преобразования челюстной дуги у млекопитающих. Фенестрация крыши черепа у тетрапод.

Проблема метамерии головы.

Непарные плавники. Эмбриогенез. Роль непарных плавников в примитивном ундуляционном плавании и пути их дифференциации. Типы хвостового плавника.

Парные конечности. Эмбриогенез парных плавников. Разнообразие их строения у современных и вымерших рыб. Происхождение парных плавников. Теория Гегенбаура и ее критика. Теория боковой складки. Работы А.Н. Северцова. Теория Грегори.

Скелет конечностей. Разнообразие его строения у тетрапод. Пояса конечностей. Варианты их строения у тетрапод. Лопатка млекопитающих.

Происхождение пятипалой конечности. Теории Гегенбаура, Клаач и Рабля. Работы А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена, А.Н. Дружинина. Вопрос о положении метаптеригиальной оси, представления Ромера, Грегори, Ракофа. Теория Грегори и Рейвна, ее критика.

### **Мускулатура**

Принципы организации и основные свойства поперечнополосатых мышц. Классификация мускулатуры.

Осевая мускулатура бесчерепных и позвоночных. Подъязычная мускулатура позвоночных. Глазные мышцы позвоночных.

Первичная и вторичная мускулатура передней конечности. Мускулатура задней конечности.

Висцеральная мускулатура.

### **Пищеварительная система**

Эмбриональное развитие. Подразделение пищеварительного тракта на отделы.

Ротовая полость. Зубы. Развитие и смена. Расположение зубов. Гетеродонтность. Язык и подъязычный мешок.

Общее строение кишечной трубки. Пищевод, желудок. Средняя кишка. Задняя кишка. Печень.

### **Дыхательная система**

Органы водного дыхания. Энтодермальные жаберные мешки круглоротых. Механизмы их дыхания. Эктодермальные жабры рыб. Разнообразие их строения. Механизмы дыхания, схема омывания жабр. Наружные жабры.

Плавательный пузырь. Варианты строения. Вопрос о первичной функции.

Легкие тетрапод. Разнообразие строения у различных классов.

Механизмы дыхания: гулярное, оперкулярное, кожное, реберное. Дыхание птиц. Диафрагма.

### **Сердечно-сосудистая система**

Развитие сердца и сосудистой сети. Разнообразие строения сердца по классам. Разнообразие общей схемы кровеносной системы по классам. Преобразования в эволюции амфибий. Механизмы разделения артериальной и венозной крови у амфибий и рептилий. Принципиальные различия у зауропсид и млекопитающих. Кровообращение плода у млекопитающих и его преобразования при рождении.

Лимфатическая система. Варианты строения у разных классов. Лимфатические сердца.

### **Мочеполовая система**

Выделительная система. Устройство нефрона. Эмбриональное развитие почек и мочеточников. Про-, мезо- и метанефрос. Помер о классификации типов почек. Разнообразие строения почек у позвоночных.

Репродуктивные органы. Эмбриогенез гонад. Варианты связи гонад с выводными протоками. Женская половая система. Мужская половая система.

### **Железы внутренней секреции**

Гипофиз. Щитовидная железа. Паращитовидные железы. Надпочечники. Островки в поджелудочной железе.

### **Нервная система**

Онтогенез центральной нервной системы (ЦНС). Онтогенез периферической нервной системы.

Спинной мозг. Спинномозговые нервы. Проводящие пути спинного мозга.

Головные нервы. Вегетативная, или автономная, нервная система.

Общее строение головного мозга. Стволовая часть головного мозга. Мозжечок. Средний мозг. Промежуточный мозг. Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная зона. Конечный мозг. Головной мозг как целое.

### **Органы чувств**

Общая классификация органов чувств. Первично- и вторично-чувствующие клетки.

Орган обоняния. Разнообразие строения у разных классов. Механизмы омывания и вентиляции. Преобразования при становлении тетрапод. Вомеро-назальный орган.

Свободные нервные окончания и инкапсулированные органы. Мускульное веретено.

Органы чувств с вторично-чувствующими клетками. Вкусовая почка. Акустиколатеральная система. Боковая линия. Развитие внутреннего уха.



Строение перепончатого лабиринта. Невромасты внутреннего уха.  
Строение кортиева органа.

Глаз. Эмбриогенез. Строение производных глазного бокала. Слои сетчатки. Оптические компоненты глаза. Механизмы аккомодации.

Глазоподобные образования эпиталамуса.

## Литература

### Основная:

Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Изд-во МГУ – 1998. – 208 с.

Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир. – 1992. – Т. 1. – 357 с.; Т. 2. – 406 с.

### Дополнительная:

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы. – М.: Высшая школа, 1976. – 351 с.

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Высшая школа, 1978. – 407 с.

Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. – М.: Высшая школа, 1992. – 414 с.

Кэрролл Э. Палеонтология и эволюция позвоночных. – М.: Мир, 1992. – Т. 1. – 279 с.; 1993. – Т. 2. – 280 с.; 1993. – Т. 3. – 310 с.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Феликс Янович Держинский**

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Введение в нейробиологию. Микроскопическое строение нервной ткани.**

Нейробиология как междисциплинарная наука. История нейробиологии. Уровни морфологической организации нервной системы. Клеточное строение нервной системы.

Нейрон. Типы нейронов. Морфо-функциональная организация нейронов. Аксон, дендрит, шипиковый аппарат, синапсы. Миелинизированные и немиелинизированные волокна, швановские клетки.

Нейроглия. Происхождение глиальных клеток. Структура и функции эпендимоцитов, астроцитов, олигодендроцитов. Происхождение и функции микроглии.

Основные принципы интеграции нейронов в анатомические нервные центры животных различных систематических групп. Основной план строения нервной системы беспозвоночных. Диффузная нервная система, ганглиозная нервная система, нервные цепочки. Основной план строения нервной системы позвоночных. Единство принципов организации нервной системы беспозвоночных и позвоночных. Принцип параллелизма А.А. Заварзина в эволюции центров и связей нервной системы животных.

### **Сравнительная эмбриология нервной системы позвоночных.**

Происхождение и закладка нервных клеток. Закономерности формирования нервной трубки.

Первичная дифференцировка отделов головного мозга и мозговых изгибов. Стадия трех мозговых пузырей, стадия пяти мозговых пузырей, нейромеры, ромбомеры. Нейробласты и спонгиобласты. Сравнительная эмбриология сегментации головного мозга у животных различных систематических групп. Морфогенетическая эволюция формирования ромбомеров заднего и продолговатого мозга.

Миграция и дифференцировка нейронов. Эволюция миграционных и пролиферативных процессов в нервной системе. Сравнительная эмбриология развития спинного мозга: анатомическая и цитологическая дифференцировка. Роль гибели клеток в развитии спинного мозга. Причины пролиферации эпендимальных клеток у низших позвоночных и птиц.

Принципы развития и созревания продолговатого и заднего мозга, сравнительная эмбриология мозжечка.

Развитие среднего мозга, его основные центры и их созревание, происхождение сильвиева водопровода.

Промежуточный мозг: таламус, развитие нейрогипофиза, эпифиз.

Передний мозг: развитие подкорковых структур, формирование извилин и борозд, гистогенез коры и роль различных типов клеток при ее формировании.

Особенности морфологического и функционального созревания нервной системы млекопитающих и человека.

### **Общий план строения и морфологические границы головного мозга позвоночных.**

Морфо-функциональные отделы головного мозга. Подразделение головного мозга на продолговатый, задний, средний, промежуточный и передний мозг. Проводящие пути центральной нервной системы. Морфо-функциональная классификация проводящей системы мозга человека. Восходящие (афферентные) проекционные пути. Основные анализаторы и их центры в нервной системе млекопитающих. Экстерорецепторные, проприорецепторные и интерорецепторные пути. Нисходящие

(эфферентные) волокна. Пирамидные и экстрапирамидные пути. Ассоциативные связи головного мозга. Комиссуры.

Анатомические отделы мозга как первичные анализаторные центры нервной системы. Периферические анализаторы и их основные центры.

Зрение. Эмбриональное развитие глаза позвоночных. Строение сетчатки, рецепторы, зрительный нерв, хиазма. Цветовое и стереоскопическое зрение. Центральные зрительные пути, основные подкорковые ядра, зрительная кора. Видовые особенности строения глаз. Другие формы фоторецепции позвоночных.

Слух, органы боковой линии, электрорецепция. Строение уха позвоночных. Структура и функции улитки. Кортиев орган. Восходящие и нисходящие слуховые пути. Слуховые пути и слуховая кора.

Строение вестибулярного аппарата, основы чувствительности вестибулярной системы. Отолитовый аппарат, строение статоциста. Саккулус и утрикулус. Полукружные каналы, рецепторы полукружных каналов. Центральные вестибулярные пути.

**Электрорецепция. Хеморецепторы. Вкусовой анализатор. Соматическая чувствительность и мышечное чувство. Черепно-мозговые нервы млекопитающих и человека.**

Принципы электрорецепции. Ампулы Лоренцини. Электролокация рыб.

Внутренние хеморецепторы. Каротидное тело, IX нерв, гломусные клетки. Рецепция концентрации кислорода в крови.

Органы внешней хеморецепции. Обонятельный анализатор. Эмбриональное развитие и строение органа обоняния позвоночных. Хеморецепторы. Якобсонов орган. Обонятельная луковица, обонятельный тракт, первичная обонятельная кора. Центральные обонятельные пути.

Строение вкусовой луковицы. Распределение вкусовых рецепторов, вкусовые волокна. Мозговое представительство вкусового анализатора.

Кожные рецепторы. Тельца Паччини, Мейснера, диски Меркеля, купола Пинкуса, свободные нервные окончания. Мышечные рецепторы. Термочувствительность, типы вибрационной чувствительности, динамические и статические типы рецепции. Соматотопические проекции. Колончатая организация соматосенсорной коры. Кинестезия.

Различия в строении черепно-мозговых и спинно-мозговых нервов. Характеристика 12 пар черепно-мозговых нервов млекопитающих и человека. Чувствительные нервы, двигательные нервы, смешанные нервы. Строение, функции, центры, зоны выхода и/или входа из головного мозга.

**Теории возникновения нервной системы хордовых. Нервная система ланцетника и асцидии. Сравнительная анатомия спинного мозга.**

Проблема происхождения нервной системы хордовых. "Хелицератная", "кальцихордатная" и "диплеврулярная" гипотезы возникновения трубчатой нервной системы.

Сравнительная анатомия нервной системы асцидии и ланцетника. Эмбриология нервной системы ланцетника. Подразделение нервной системы ланцетника на головной и спинной мозг. Периферическая нервная система ланцетника, органы чувств.

Строение спинного мозга у асцидии, ланцетника, круглоротых, хрящевых рыб, костистых рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Организация спинномозговых нервов и проводящих путей спинного мозга в различных систематических группах позвоночных. Вегетативная нервная система и ее проводящие пути. Периферический отдел вегетативной нервной системы. Различия симпатической и парасимпатической нервных систем. Вегетативные центры в ЦНС.

### **Сравнительная анатомия заднего и продолговатого мозга. Морфо-функциональная организация мозжечка.**

Продолговатый мозг. Внешнее строение. Основные центры черепномозговых нервов. Проводящие пучки волокон, границы. Филогенез заднего мозга. Историческое развитие моторного и рецепторного аппарата заднего и продолговатого мозга. Основные причины и этапы цефализации позвоночных.

Задний мозг. Внешнее и внутреннее строение. Строение мозжечка; доли коры, червь, ядра мозжечка, ножки мозжечка. Гистологическая структура мозжечка. Мост заднего мозга, как следствие развития корково-мосто-мозжечкового трактов. Историческое развитие заднего мозга и мозжечка. Октаво-латеральная система и сетевидная формация заднего мозга. Эволюция слуховых центров. Дыхательный центр. Блуждающий нерв и его мозговое представительство. Сравнительная морфология мозжечка.

### **Сравнительная анатомия среднего мозга**

Средний мозг. Внешнее и внутреннее строение. Ядра и проводящие пути. Четверохолмие и его функциональное значение. Заднее продырявленное вещество. Филогенез среднего мозга. Развитие парных глаз у позвоночных. Эволюция четверохолмия и морфологические критерии адаптаций среднего мозга. Глазодвигательные нервы, черная субстанция и сетевидная формация среднего мозга.

Строение среднего мозга у круглоротых, хрящевых рыб, костистых рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Организация черепномозговых нервов и проводящих путей среднего мозга в различных систематических группах позвоночных.

### **Сравнительная анатомия промежуточного мозга**

Промежуточный мозг. Внешнее и внутреннее строение. Ядра и проводящие пути. Таламус и его части: зрительные бугры, надбугорье, забугорье, подбугорье. Филогенез промежуточного мозга. Эпиталамус, таламус, гипоталамус. Эпифиз, парафиза, комиссуральный орган и их морфологическая эволюция. Гипоталамо-гипофизарная система; строение и эволюция. Принципы нейрогормональной регуляции. Нейрогипофиз, аденогипофиз, гормоны гипофиза.

Строение промежуточного мозга у круглоротых, хрящевых рыб, костистых рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Организация черепномозговых нервов и проводящих путей промежуточного мозга в различных систематических группах позвоночных.

### **Сравнительная анатомия переднего (конечного) мозга. Эволюция коры млекопитающих.**

Передний (конечный) мозг. Внешнее и внутреннее строение. Ядра и проводящие пути. Базальные ядра, обонятельная система. Строение и функции лимбической системы. Сравнительная анатомия переднего мозга, происхождение неокортекса. Полушария, борозды, извилины. Древняя, старая и новая кора. Слои коры, типы корковых нейронов и их функции. Учение о локализации функций. Поля коры головного мозга. Первичные (проекционные), вторичные и третичные (ассоциативные) поля. Межвидовые и внутривидовые различия в строении переднего мозга.

Историческое развитие подкорковых узлов переднего мозга. Особенности строения мозга птиц. Филогенез коры переднего мозга млекопитающих и человека. Основные этапы эволюции и принципы организации мозговой коры. Эволюция борозд и извилин.

Оболочки головного мозга. Мозговые желудочки: латеральные, третий, четвертый, сильвиев водопровод. Пятый желудочек млекопитающих. Отверстия желудочков: Мажанди, Люшка, Монроево.

Сосудистое сплетение латеральных и третьего желудочка. Сплетение четвертого желудочка. Строение и функции сосудистого сплетения. Движение спинномозговой жидкости.

### **Литература**

- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М. Изд. Гэотар-Мед. 2001.  
Шаде Дж., Форд Д. Основы неврологии. Изд. МИР, Моск-ва, 1976.  
Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. Том 2. Изд. МИР, Москва, 1992.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Сергей Вячеславович Савельев**

(НИИ морфологии человека РАМН)

## **БОЛЬШОЙ ПРАКТИКУМ ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ. АНАТОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ**

Анатомическая часть большого практикума нацелена на сравнительное изучение морфологической организации позвоночных животных. Она призвана ознакомить студентов с морфофункциональными особенностями тела представителей различных групп хордовых животных, изучаемых в систематическом порядке. Кроме того, на этом конкретном материале она учит студентов методам самостоятельного научного исследования для познания объекта как живого организма, занимающего определенное место в природных сообществах и прошедшего в своей эволюции определенный путь адаптивных преобразований.

Анатомическая часть практикума состоит из двух разделов. Во-первых, это непосредственная работа с препаратами (проводимая после объяснения преподавателя), когда студент учится самостоятельно анатомировать животных, анализировать их строение и протоколировать сделанные наблюдения (в виде рисунков). Во-вторых, это теоретический материал, излагаемый частично в ходе первоначального объяснения (представление о гомологии и об адаптивной роли конкретных органов и их комплексов), а частично – в обзорных лекциях, в концентрированной форме подводящих итоги осмысления нашими предшественниками соответствующих фактов путем их сравнительного анализа, сопоставления с данными экологии, эмбриологии, палеонтологии.

Весь материал практикума разделен на ряд заданий, как правило, рассчитанных на выполнение в течение недели. Обзорные лекции проводятся по каждой группе позвоночных после отработки соответствующих заданий. Выполнение задания контролируется преподавателем путем просмотра изготовленных каждым студентом препаратов (если такая работа предусмотрена заданием) и сделанных им оригинальных рисунков, а также опроса по препаратам.

### **Вводная лекция. Бесчерепные**

Основные положения эволюционной морфологии. Порядок работы на большом практикуме. Общая характеристика типа хордовых. Система типа хордовых.

Подробное изучение ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*) на просветленном тотальном препарате; требуемые детали включают печеночный вырост, ямки Гатчека и Кёлликера, различия первичных и вторичных жаберных перегородок. На поперечных микросрезках при большом увеличении микроскопа предусмотрено изучение, помимо

названных морфологических структур, глазков Гессе, эндостилия и кожных покровов тела.

Теоретический материал. Развитие ланцетника. Принципы функционирования ундуляционного движителя и слизевого фильтра. Интерпретация мышечных пластинок внутри хорды.

### **Оболочники**

Самостоятельное вскрытие асцидии (например, *Halocynthia piriiformis*) для макроскопического изучения всех систем органов, включая такие детали строения, как подмозговая железка, нервный ганглий, точное расположение мерцательных бороздок. Изучение готовых препаратов – поперечного разреза асцидии (верхней части, с сифонами) и микроскопического среза стенки тела (охватывающего фрагменты туники, мантии, стенки глотки и эндостиль).

Знакомство с представителем другого класса оболочников – сальпой (на готовом препарате).

Теоретический материал. Система и некоторые особенности биологии бесчерепных. Разнообразие оболочников, система подтипа. Происхождение хордовых и пути эволюции низших хордовых животных.

### **Круглоротые**

Изучение организации современного представителя бесчелюстных позвоночных – речной миноги (*Lampetra fluviatilis*) – на сагиттальных и поперечных разрезах фиксированных в формалине экземпляров. Рассмотрение внутренних органов (пищеварительной, дыхательной, кровеносной и мочеполовой систем), головного мозга, органа обоняния. Изучение на готовых макроскопических препаратах скелета миноги, структуры внутренней поверхности жаберных мешков, внешней структуры головного мозга, на микросрезах – строение глаза и взаимоотношение невральных дуг позвонков с миосептами (срезы во фронтальной плоскости), пинеального и парапинеального органов, покровов тела.

Теоретический материал. Механизмы питания и дыхания, включая омывание жаберных мешков. Механизм аккомодации глаза. Характеристика современных и ископаемых бесчелюстных, эволюционная история бесчелюстных.

### **Хрящевые рыбы**

Скелет и мускулатура представителя пластиножаберных – колючей акулы (*Squalus acanthias*), – на готовых препаратах формалиновой фиксации. Осевой скелет (позвоночник), скелет парных и непарных плавников, черепная коробка как вместилище головного мозга и органов чувств, висцеральные дуги как скелет глотки, обеспечивающий адаптацию к дыханию и питанию. Соматические мышцы – эпаксиальные и гипаксиальные, висцеральные мышцы, контролирующие челюстную дугу и

другие висцеральные дуги. Особенности скелета представителя цельноголовых, химеры (*Chimaera monstrosa*) – черепа, позвоночника, спинного плавника.

Строение внутренних органов хрящевых рыб на примерах колючей акулы и нескольких видов скатов (*Dasyatis pastinaca*, *Raia clavata*), фиксированных формалином. Пищеварительная, дыхательная, кровеносная, включая строение сердца, и мочеполовая системы. Строение покровов и развитие плакоидной чешуи (по мирозредам).

Головной мозг, черепно-мозговые нервы и глазные мышцы хрящевых рыб (готовые формалиновые препараты колючей акулы или какого-либо ската). Методика анатомирования центральной и периферической нервной системы.

Теоретический материал. Характер подвески челюстной дуги и свойства ротового аппарата. Подвижность жаберных дуг и механизм гулярного дыхания. Некоторые черты биологии размножения, стратегия размножения. Система надкласса рыб. Характеристика и система современных хрящевых рыб, их происхождение, эволюция классов панцирных (*Placodermi*) и хрящевых рыб (*Chondrichthyes*).

### **Костные рыбы**

Строение осетровых рыб, в основном на примере стерляди (*Acipenser ruthenus*). Морфологические особенности позвоночника, скелета грудного и брюшного плавников с поясами, мозгового, покровного и висцерального черепа. Особенности строения внутренних органов, принадлежащих пищеварительной, дыхательной, кровеносной, выделительной и репродуктивной системам.

Скелет костистых рыб на примере судака (*Lucioperca lucioperca*). Осевой скелет, скелет парных и непарных плавников. Покровные и замещающие кости, их роль в формировании осевого и висцерального черепа. Жаберная крышка. Мозговая капсула щуки (*Esox lucius*). Аппарат измельчения корма нижними глоточными зубами на примере сазана (*Syrpinus carpio*).

Внутренние органы костистых рыб: самостоятельное анатомирование объектов, фиксированных формалином (треска *Gadus morhua*, щука) или свежих (окунь *Perca fluviatilis*). Дыхательная система: строение жабры, плавательный пузырь. Устройство пищеварительной, кровеносной и мочеполовой систем. Изучение типов костной чешуи (циклоидной, ктеноидной) и гистологического строения кожи – на микропрепаратах.

Теоретический материал. Движения висцерального скелета у костнохрящевых и костистых рыб, механизмы захвата корма и дыхания. Преобразования скелета парных и непарных плавников, происхождение грудного и тазового поясов. Разнообразие костных рыб, особенности строения внутренних органов в разных группах. Характеристики классов



Acanthodei и Osteichthyes, включая основные группы костных рыб, современные и ископаемые. Эволюционная история основных групп рыб.

### **Земноводные**

Скелет хвостатых и бесхвостых амфибий. Изучение скелета ведется на готовых препаратах – соответственно аксолотля (*Ambystoma tigrinum*) и озерной лягушки (*Rana ridibunda*). Характерные для тетрапод подразделение позвоночника на отделы и строение позвонка. Конструкция скелета парных конечностей, примитивная у аксолотля и специализированная у лягушки. Строение черепа.

Внутренние органы амфибий: самостоятельное вскрытие травяной лягушки (*Rana temporaria*). Макроскопическое изучение пищеварительной, дыхательной, кровеносной, выделительной и репродуктивной систем. Изучение готовых микроскопических срезов кожных покровов нескольких родов амфибий. Методика инъекции кровеносной системы лягушки окрашенным раствором желатины. Изучение на готовых макропрепаратах аксолотля артериальной системы водной личинки, а также присущих хвостатым амфибиям особенностей мочеполовой системы.

Мускулатура аксолотля как примера мышечной системы примитивного наземного позвоночного. Изучение ведется на готовых формалиновых препаратах.

Нервная система лягушки как пример нервной системы наземного позвоночного. Изучение проводится на собственноручно изготовленных препаратах центральной, периферической и автономной нервной системы травяной лягушки.

Теоретический материал. Механизмы захвата корма у амфибий, ротоглоточного и легочного дыхания. Некоторые особенности наземной локомоции хвостатых и бесхвостых амфибий. Происхождение, принципы функционирования и биологическая роль среднего уха. Характеристика амфибий. Теория происхождения наземных позвоночных от ископаемых кистеперых рыб. Современное разнообразие и эволюционная история земноводных.

### **Пресмыкающиеся**

Скелет. Изучение скелета серого варана (*Varanus griseus*) как основного представителя пресмыкающихся. Осевой скелет: типичный туловищный позвонок, атлант и эпистрофей. Скелет свободных конечностей и поясов, череп. Первичная для наземных позвоночных картина стегального черепа на примере котилозавра или стегоцефала. Особенности черепа у представителей разных систематических групп современных рептилий – гаттерии (*Sphenodon punctatus*), крокодила (*Alligator sp.*, *Crocodylus sp.*) черепахи (*Emys orbicularis*, *Testudo sp.*, *Chelonia mydas*), змеи (*Boa sp.*, *Vipera sp.*).

Внутренние органы. Изучение представителей нескольких групп рептилий на фиксированных формалином готовых препаратах, у которых основные кровеносные сосуды наполнены окрашенной инъекционной массой. Пищеварительная, дыхательная, кровеносная, выделительная и репродуктивная системы кавказской агамы (*Agama caucasica*) как основного представителя класса пресмыкающихся. Изучение кожи ящерицы на микроскопических срезах. Изучение внутренних органов у представителей других систематических групп рептилий – ужа (*Natrix sp.*) и болотной черепахи. Изучение внутреннего устройства сердца рептилий на монтированном готовом препарате – вскрытом сердце зеленой черепахи (*Chelonia mydas*).

Теоретический материал. Типы фенестрации черепа у рептилий. Кинетичность черепа ящериц и змей. Адаптивные особенности стопы ящериц и поясов конечностей рептилий. Механизм разделения артериальной и венозной крови у черепаха, лепидозавров и крокодилов. Характеристика и происхождение группы амниот. Рептилии как первые представители амниот. Разнообразие современных групп пресмыкающихся и их краткая характеристика. Эволюционная история рептилий (исключая тероморфных).

## **Птицы**

Скелет. Изучение готовых препаратов; основной объект – серая ворона (*Corvus cornix*). Особенности строения скелета туловища как комплекса частей осевого скелета и поясов конечностей. Специфические черты строения скелета свободных конечностей – передних и задних. Строение черепа взрослой птицы и птенца (влажные препараты, окрашенные ализарином). Специфические особенности шейного позвонка на примере африканского страуса (*Struthio camelus*). Строение неба у палеогнатных птиц на примере представителя бескилевых (*Ratitae*) – африканского страуса, нанду (*Rhea americana*) или эму (*Dromaius novaehollandiae*). Особенности других частей скелета птиц, утративших способность к полету – плечевого пояса бескилевой птицы (нанду), крыла и стопы пингвина (*Sphenisciformes*, в частности, хохлатого пингвина *Eudyptes crestatus*).

Внутренние органы. Самостоятельное анатомирование каждым студентом свежего экземпляра сизого голубя (*Columba livia*) или японского перепела (*C. coturnix japonica*). Изучение кровеносной и пищеварительной систем, органов выделения и размножения. Особенности строения покровов (распределение птерилий и аптерий,) и дыхательной системы (легочных мешков) – на готовых формалиновых препаратах.

Мускульная система. Самостоятельное анатомирование мускулатуры сизого голубя или японского перепела, предварительно зафиксированных (формалином или жидкостью Дорогостайского) с развернутыми крыльями. Осевая мускулатура (шеи, туловища и хвоста), мышцы передних и задних конечностей, висцеральные и соматические мышцы головы.

Теоретический материал. Функциональный эффект гетероцельности шейных позвонков и крючковидных отростков ребер. Кинетичность и другие адаптивные особенности черепа. Типология черепа птиц. Адаптивные особенности строения плечевого пояса и грудины летающих птиц. Специфические функциональные свойства пищеварительной и дыхательной системы птиц. Костно-мышечные механизмы, связанные с существованием трехкостного канала, шейки бедренной кости и т. д. Характеристика класса птиц как высокоорганизованных архозавров, приспособленных к полету. Происхождение и эволюционная история птиц.

### **Млекопитающие**

Скелет. Изучение на готовом раздаточном материале; основным объектом служит лисица (*Vulpes vulpes*). Рассматриваются грудной позвонок, атлант, эпистрофей, скелет конечностей, лопатка, тазовый пояс и череп (включая сагиттальный распил) с особым вниманием к отверстиям для прохождения головных нервов и евстахиевых труб. Дополнительные препараты по скелету головы – сухой череп щенка и череп обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis*), по скелету конечностей – кисть крота (*Talpa europaea*), представителей китообразных (дельфина), кисть и стопа представителей парнокопытных (жвачных, например, быка *Bos taurus*) и непарнокопытных (лошади, *Equus caballus*).

Внутренние органы. Самостоятельное анатомирование белой крысы (*Rattus norvegicus*) на свежем материале с заполнением артерий окрашенной инъекционной массой. Пищеварительная, дыхательная, кровеносная, выделительная и репродуктивная системы.

Мускулатура. Самостоятельное анатомирование на тушках американской норки (*Mustela vison*, получаемых со зверофермы), предварительно зафиксированных формалином. Изучаются некоторые специфические для млекопитающих осевые мышцы, проксимальная мускулатура конечностей с особым вниманием к вторичной мускулатуре плечевого пояса и поверхностные челюстные мышцы.

Головной мозг и черепно-мозговые нервы. Самостоятельное анатомирование голов песца (*Lepus lagopus*, полученных со зверофермы), предварительно зафиксированных формалином и декальцинированных в азотной кислоте. Макроскопическое изучение деталей внешней поверхности мозга с 12 парами отходящих от нее нервов, а также сагиттального разреза мозга и горизонтальных, демонстрирующих дно латерального желудочка, крышу промежуточного, среднего и продолговатого мозга.

Теоретический материал. Специфические особенности осевой костно-мышечной системы, связанные с прочностью шеи и адаптацией к использованию асимметричных (прыжковых) аллюров. Особенности скелета головы млекопитающих, сформировавшиеся в их эволюции в связи со специфическим типом фенестрации черепа, высоким уровнем

церебрализации и развития обонятельного анализатора, формированием барабанной перепонки и среднего уха, адаптацией к обработке корма в ротовой полости. Уникальные морфофункциональные черты плечевого пояса как результат адаптации к использованию 3-звенных Z-образных парасагиттальных конечностей. Интерпретация специфичной морфологии сердца и основных артериальных стволов. Характеристики класса млекопитающих и их основных современных систематических групп. Эволюционная история синапсидных рептилий и происхождение млекопитающих.

## Литература

### Основная:

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы. – М.: Высшая школа, 1976. – 351 с.
- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся. – М.: Высшая школа, 1978. – 407 с.
- Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Птицы, млекопитающие. – М.: Высшая школа, 1992. – 414 с.
- Кэрролл Э. Палеонтология и эволюция позвоночных. – М.: Мир, 1992. – Т. 1. – 279 с.; 1993. – Т. 2. – 280 с.; 1993. – Т. 3. – 310 с.

### Дополнительная:

- Акаевский А.И. Анатомия домашних животных. – М.: Колос, 1984. – 543 с.
- Держинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Изд-во МГУ – ЧеРо. – 1998. – 208 с.
- Ноздрачев А.Д. Анатомия кошки. – Л.: Наука, 1973. – 246 с.
- Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. М.: Мир. – 1992. – Т. 1. – 357 с.; Т. 2. – 406 с.

**Составитель** – доктор биологических наук, профессор **Феликс Янович Держинский**

## ПАЛЕОЗООЛОГИЯ

Задачи курса ознакомить:

- с представлениями о соотношении геологических и биологических знаний
- с важнейшими событиями в истории сообществ наземных позвоночных в геологической истории Земли
- с основными принципами филогенетического развития позвоночных

- с вопросами происхождения и адаптивной радиации всех отрядов наземных позвоночных: амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Основные темы, рассматриваемые в лекциях:

1. Предмет, объекты и методы палеонтологии. Палеонтология и теория эволюции. Палеонтологический метод в биологии и геологии. Палеонтологическая летопись. Понятие о геологическом времени. Понятие о тафономии; закономерная неполнота летописи и редкость переходных форм.

2. Законы филогенеза: эволюция как чередование длительных периодов специализации и кратких периодов дестабилизации; единство прерывистости и непрерывности филогенеза; дивергенция и адаптивная радиация; ароморфоз как комплексное филогенетическое преобразование; арогенез и аристокенез; параллельная эволюция, ее причины и феноменология; гомогения и гомоплазия; косвенное унаследование и потенциальная гомология; гомологические и гетерологические ряды; мозаичная эволюция и принцип адаптивного компромисса.

3. Модель сопряженной эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия.

4. Наземные позвоночные как крупнейшие животные суши. Автономия сообществ тетрапод в рамках биоценоза. Становление и сопряженная история субдоминантного и доминантного блоков в сообществе наземных тетрапод позднего палеозоя и мезозоя. Причины их слияния в кайнозой.

5. Главные моменты экологической истории плотоядных наземных позвоночных. Активная охота как предпосылка морфофизиологического прогресса в истории тетрапод. Основные моменты экологической истории растительноядных наземных позвоночных. Предпосылки освоения растительных кормов крупными и мелкими тетраподами.

6. Морфофизиологические и экологические предпосылки становления основ гомойотермии. Особенности истории триасового сообщества наземных тетрапод в связи со становлением основ гомойотермии.

7. Юрский экологический кризис, его предпосылки и последствия. Вероятные предпосылки вымирания динозавров в конце мела - начале палеоцена.

8. Переход млекопитающих в крупный размерный класс: опережающая специализация растительноядных форм, дефицит крупных хищников в палеогеновых и реликтовых фаунах млекопитающих и их экологическая интерпретация.

9. Ключевые ароморфозы амфибий, особенности их организации по сравнению с первично водными позвоночными и важнейшие морфофизиологические запреты их организации. Ключевые ароморфозы рептильного уровня организации.

10. Особенности организации звероподобных рептилий как предков млекопитающих. Главные фазы процесса маммализации.

11. Особенности организации диапсидных рептилий, главные направления их адаптивной радиации.

12. Особенности организации птиц по сравнению с их архозавровыми предками. Морфофизиологические и экологические предпосылки становления птиц.

13. Ключевые ароморфозы млекопитающих. Морфологические и экологические предпосылки маммализации.

14. Время появления, предки и адаптивная радиация крупнейших "стволов" амфибий. Лепоспондили и лабиринтодонты. Происхождение и краткая характеристика современных отрядов амфибий.

15. Адаптивная радиация рептилиоморф: антракозавры, парарептилии, синапсиды, диапсиды, эвриапсиды; краткая характеристика основных групп.

16. Адаптивная радиация крупнейших филогенетических стволов неодиапсид. Краткая характеристика основных групп: лепидозавры, ринхоцефалы, архозавры.

17. Радиация крупнейших филогенетических стволов синапсид. Основные группы: пеликозавры, дейноцефалы, аномодонты и териодонты.

18. Адаптивная радиация архозавров. Основные группы: текодонты, крокодилы, птерозавры и динозавры.

19. Происхождение млекопитающих. Адаптивная радиация крупнейших филогенетических стволов. Характеристика класса млекопитающих. Особенности подклассов прототерия и терия. История прототерия.

20. Радиация крупнейших филогенетических стволов терия. Характеристика симметродонтов, эупантотериев.

21. Адаптивная радиация отрядов и семейств сумчатых и плацентарных млекопитающих.

В дополнении к лекционным регулярно проводятся практические и семинарские занятия на базе экспозиции Палеонтологического института РАН.

## Литература

Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. (в трёх томах), М.: Мир, 1993

Ромер А.Ш. Палеонтология позвоночных. Л.: Госгеолтехиздат, 1939, 375с.

Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. Перевод с англ. М.Л.Бельговского и В.В.Хвостовой. М.:Гос. изд. Иностран. лит., 1948, 358с.

Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. Справочное пособие.Т.1 и Т.2, М.:Недра, 1988, 540с., 382с.

**Составитель** – ведущий научный сотрудник, доктор биологических наук, профессор **Александр Каренович Агаджанян**  
(Палеонтологический институт РАН)

## ЗООГЕОГРАФИЯ

Зоогеография - наука о закономерностях распространения животных на поверхности Земного шара. Разные подходы к пониманию предмета зоогеографии. Фауногенетическое и ландшафтное направления в зоогеографии, их истоки и методологические особенности, связь с зоологией и географией. Геозоология. Синтетическая биогеография. Зависимость зоогеографических выводов от специфики объекта исследования, возможность синтеза данных по разным группам. Географическая зоология и собственно зоогеография. Зоогеография и фаунистика. Связи зоогеографии с геологией, палеогеографией, палеонтологией, систематикой и экологией.

История зоогеографии. Особенности накопления сведений о животном мире Земного шара. Библейская доктрина сотворения мира - теория единого центра происхождения и расселения всех видов. Э.Циммерман - основоположник научного подхода к изучению распространения животных, основатель зоогеографии как науки. Теория катастроф Кювье как компромисс между креационизмом и данными палеонтологии. Зарождение и развитие исторического подхода к анализу фауногенеза (Бюффон, Форбс, Миндинг, Рютимейер). Л.Шмарда - итог додарвиновского периода в развитии зоогеографии, первый опыт полного зоогеографического районирования всей поверхности Земного шара. Утверждение принципов историзма в зоогеографии под влиянием идей Ч.Лайеля и Ч.Дарвина. Развитие новой методологии зоогеографического районирования в трудах Ф.Склэтера, А.Уоллеса и А.Лидеккера. Система зоогеографических царств, областей и подобластей. А.Вегенер и его теория континентального дрейфа.

Ареал - важнейшее биологическое свойство вида, отражающее характер его распространения на поверхности Земного шара. Ареал как главное системообразующее понятие в концептуальном аппарате зоогеографии. Формы графического изображения ареалов. Границы ареалов - стабильность и флуктуации. Разнообразие ареалов. Ареалы мигрирующих животных. Викарирующие ареалы. Гибридизация близких форм на стыках ареалов. Восстановленные ареалы. Разорванные ареалы, их типология и теории их происхождения (теория мостов, теория континентального дрейфа, теория вымирания, теория отесненных реликтов). Мега- и микроареальные таксоны, факторы, влияющие на величину ареалов. Космополитизм. Зональные ареалы.

Расселение как процесс колонизации нового жизненного пространства. Преграды и способы их преодоления. Фактор времени в зоогеографии и темпы расселения. Потенциал расселения таксона - экологическая валентность, вагильность, геологический возраст. Территориальный консерватизм как фактор, противоположный расселению. Влияние деятельности человека на расселение и величину ареалов животных - акклиматизация, преобразование ландшафтов, прямое истребление. Области массовой акклиматизации (Новая Зеландия, Гавайские острова).

Эколого-географические правила изменчивости (правило размеров Бергмана, правило пропорций Аллена, правило окраски Глогера, длина крыла у перелетных птиц, размер кладки птиц, теория эколого-географического изоморфизма окраски животных Дементьева, теория редукции меланизации и полового дихромаитизма в ходе расселения вида Волчанецкого).

Фауна - исторически сложившаяся общность видов животных, населяющих данную территорию, главный предмет исследования в зоогеографии. Фауна и население животных. Аллохтонные и автохтонные виды. Эндемики и области массового эндемизма. Древние и молодые фауны. Реликты. Общность, своеобразие, богатство и дефектность фаун. Понятия жизненной формы и экологической ниши, их место в описании и сравнительном анализе фаун. Степень самобытности фаун, роль изоляции и фаунистических обменов, переходные фаунистические области. Материковые и островные фауны.

Принципы зоогеографического районирования. Распространение животных как главный критерий районирования. Система выделения и соподчинения территорий разного ранга - царств, областей, подобластей, провинций, участков и пр. Суть статистического метода районирования - разделение общей территории на регионы с одинаковым количеством эндемиков. Трудности, возникающие в связи с применением статистического метода. Метод синперат, растровое картографирование. Методы оценки сходства фаун (индексы общности - Жаккара, Чекановского, Сокэла и пр.). Глобальные схемы зоогеографического районирования суши и Мирового океана. Ареалогические методы районирования с выделением группировок видов, имеющих ареалы сходной конфигурации. Концепции фаунул и типов фаун. Понятие о крупномасштабном картографировании населения животных в ландшафтной зоогеографии, его практическое значение.

Система зоогеографических царств и доминионов (Арктогея, Неогей, Нотогея, Палеогей). Традиционные и модернизированные представления о структуре Нотогеи. Основные зоогеографические области суши - Палеарктическая, Неарктическая, Неотропическая, Эфиопская, Индо-Малайская, Австралийская. Неопределенность положения Мадагаскара и Новой Гвинеи в системе Арктогейского царства и Палеотропического доминиона. Целесообразность объединения Палеарктики и Неарктики в



единую область - Голарктику. Высокая степень зоогеографической расчлененности Австралийской области. Особенности глобальных схем районирования применительно к пресноводным животным (рыбы и моллюски), насекомым и растениям. Схемы зоогеографического расчленения Мирового океана.

Эфиопская область. Доминирование аридных ландшафтов. Древний океан Тетис - преграда, обусловившая длительное автономное развитие африканской фауны в домиоценовое время. Отступление Тетиса и развертывание интенсивных фаунистических обменов между Африкой и Евразией. Гиппарионовая фауна. Особенности плейстоценового периода в тропической Африке. История Сахары. Древние автохтоны (хоботные, трубкозубы, приматы) и миоценовые вселенцы из Азии (парнокопытные, грызуны, хищные) - два основных исторических пласта в составе современной эфиопской фауны. Высокая степень общности тропических фаун Африки и Юго-Восточной Азии. Мадагаскар - основной центр древнего эндемизма Эфиопской области.

Индо-Малайская (Восточная) область. Древняя история Индостана, возникновение Гималаев. Судьба тропических лесов, масштабы антропогенного воздействия. Неопределенность в расположении границ с Эфиопской и Палеарктической областями. Линии Уоллеса и Вебера - рубежи, разделяющие Индо-Малайзию и Австралийскую область, их связь с распространением плацентарных и сумчатых млекопитающих.

Палеарктическая область. Сочетание большой площади, высокого разнообразия ландшафтов с относительной бедностью фауны, обусловленной суровостью климата и особенностями геологической истории (прогрессирующая аридизация континентальных областей, губительные последствия ледникового периода, быстрое поднятие обширных территорий в ходе альпийского орогенеза). Доминирование широтной зональности в распространении животных, основные типы зональных ареалов. Берингийская суша и ее роль в фауногенезе Палеарктики и Неарктики. Голарктика - область глобального пересечения миграционных путей между Старым и Новым Светом. Современные представления о происхождении фауны основных природных зон Палеарктики.

Неарктическая область. Смешанный характер фауны, совмещающей высокую степень общности как с Палеарктикой, так и с Нетропической областью при общем низком уровне эндемизма. Общность происхождения и сходство состава фаун тундрового и бореального поясов Голарктики, глубокие различия путей происхождения и состава пустынно-степной и горной фауны Евразии и Северной Америки.

Неотропическая область как основное средоточие биологического разнообразия планеты. Южная Америка как наиболее важный регион произрастания тропических лесов. Беспрецедентное богатство и своеобразие фауны, длительное время развивавшейся в условиях изоляции

и испытывавшей впоследствии массированную инвазию извне после возникновения Панамского перешейка. Бурная адаптивная радиация недавних переселенцев (грызуны, хищные) и успешное выживание древних автохтонов (неполнозубые, сумчатые). Отсутствие полорогих как проявление дефектности фауны. Господство архаичных групп воробьиных птиц (котинги, манакины, печники, муравьеловки и пр.).

Австралийская область - собрание обособленных территориальных блоков, существенно отличающихся по физико-географическим условиям и составу фауны (Новая Гвинея, Австралия с Тасманией, Новая Зеландия, острова Океании). Общая дефектность фауны Австралии и бурная адаптивная радиация представленных в ней групп (сумчатые млекопитающие, вьюрковые ткачики, голуби, попугаи, аспидовые змеи). Фауна Новой Гвинеи как переходный комплекс между Индо-Малайской областью и собственно Австралийской фауной. Островной характер фауны Новой Зеландии и Океании.

Особенности островных фаун. Происхождение островов (материковые, вулканические, коралловые). Пути заселения островов разными группами животных. Причины, влияющие на успех колонизации и укоренения. Бурное видообразование на архипелагах. Бедность островных сообществ и высокий уровень эндемизма. Острова как область переживания архаичных групп и видов. Уязвимость островной биоты к антропогенным воздействиям. Морфологические эффекты в островных фаунах (изменение размеров тела у млекопитающих и рептилий, редукция способности к полету у птиц и насекомых). "Островная биогеография" - синтетическая область исследований, лежащая на стыке зоогеографии и экологии и направленная на поиски закономерностей распространения организмов в условиях резкой фрагментации среды их обитания.

## Литература

### Основная:

Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М., 1936.

Пузанов И.И. Зоогеография. М., 1938.

Лопатин И.К. Зоогеография. М., 1989.

### Дополнительная:

Бобринский Н.А., Гладков Н.А. География животных. М., 1961.

Дарлингтон Ф. Зоогеография. М., 1966.

Наумов Г.В. Краткая история биогеографии. М., 1963.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975.

**Составитель** - доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник **Владимир Викторович Иваницкий**

кафедра Зоологии позвоночных  
Биологический факультет  
МГУ им. М.В.Ломоносова

**Телефоны:**

зав. кафедрой  
д.б.н., проф. Л.П.Корзун

**(495) 939-27-18**

учебный секретарь  
д.б.н., проф. И.Р.Бёме

**(495) 939-44-24**

Адрес в сети Интернет:

<http://www.bio.msu.ru/103c05/b02d07/zp.html>